JONCTIONS CELLULAIRES ET SYNAPSES DES RHODOPHYCÉES FLORIDÉES

ÉTUDE DE DEUX CHOREOCOLACÉES PARASITES, *HARVEYELLA MIRABILIS* et *HOLMSELLA PACHYDERMA*

Michèle PEYRIERE*

RÉSUMÉ. — Les cellules végétatives d'*Harveyella* et *Holmsella*, deux algues alloparasites, sont reliées aux cellules de leurs hôtes par des synapses secondaires. Le phénomène est initié par une cellule du parasite qui donne naissance à une cellule fille. Cette cellule, d'abord incluse dans la cellule mère, fusionne avec une cellule de l'hôte. Le septum primaire, hémisphérique, avec une structure fibrillaire très caractéristique, est bien reconnaissable longtemps après la fusion, dans la paroi entre les cellules anastomosées. Les synapses secondaires des deux algues ont une morphologie différente. Ceux d'*Harveyella* sont homogènes, avec un fin liseré et des inclusions denses; une membrane est visible sur les deux faces cytoplasmiques sauf dans les premiers stades. Ceux d'*Holmsella* sont composés de deux régions, l'une élaborée par le parasite, l'autre par l'hôte. Cette dernière région est striée perpendiculairement au septum comme les synapses de *Gracilaria verrucosa* et *G. foliifera*.

Les cellules de *Gracilaria* fusionnent directement avec les cellules adjacentes de son thalle, même issues l'une de l'autre. Des synapses secondaires sont observés.

SUMMARY. — The vegetative cells of *Harveyella* and *Holmsella*, two alloparasitic algae are connected to host-cells by secondary pit-connections. The phenomenon is initiated by a cell of the parasite that gives rise to a small daughter cell. This cell, included first in the mother-cell fuses with the host-cell. Its primary, hemispheric septum with very characteristic fibrillar structure is well recognisable a long time after the fusion in the wall between connected cells. The secondary pit-connections of the two algae have a different morphology. Those of *Harveyella* are homogenous with a thin border and scattered dense inclusions; a membran is present on the two cytoplasmic sides but not in the early stages. Those of *Holmsella* are made of two parts, one elaborated by the parasite and the other by the host. The last region is striated perpendicularly to the septum as the pit-connections of *Gracilaria verrucosa* and *G. foliifera*.

The cells of *Gracilaria* fuse directly with the adjacent cell of its thallus even of a same filament. Secondary pit-connections are observed.

* Biologie Végétale, Université de Perpignan, Avenue de Villeneuve, 66025 Perpignan Cedex (France).

Cryptogamie, Algologie, 1981, II, 2: 85-104.

Source : MNHN, Paris

Les Rhodophycées Floridées ont pour trait caractéristique de posséder au centre de la cloison séparant deux cellules issues l'une de l'autre, par division, une formation spéciale nommée plasmodesme, synapse (MANGENOT, 1924), ponctuation ou encore «pit-connection» par les auteurs de langue anglaise. En effet, chez ces algues, après chaque division, la cloison séparatrice laisse une ouverture centrale obturée ultérieurement par une sorte de bouchon dont la composition chimique diffère de la paroi. Ces synapses, dites primaires, permettent de reconnaître la filiation des cellules. Ces formations curieuses ont fait l'objet de nombreux travaux en microscopie photonique puis en microscopie électronique (revue dans FELDMANN et al., 1977; PEYRIERE, 1972, 1977b).

En dehors de ces synapses primaires, il existe des synapses moins connues, dites secondaires, localisées entre des cellules non issues directement l'une de l'autre. Elles peuvent avoir deux origines :

Dans le premier cas, une cellule du thalle détache latéralement une cellule de taille minuscule qui fusionne avec la cellule voisine appartenant à un autre filament; la synapse primaire qui occupe le pore septal entre la cellule mère et la cellule fille prend alors le nom de synapse secondaire.

Dans le second cas, une jonction entre cellules voisines s'effectue directement sans être accompagnée d'une division nucléaire. Si l'orifice créé dans les parois contiguës est de faible amplitude, il est obturé par une synapse dite alors secondaire, sinon il reste ouvert.

En microscopie photonique, des anastomoses avec production d'une petite cellule intermédiaire que l'on peut appeler cellule de jonction, ont été décrites chez de nombreuses Floridées en particulier, des Céramiales, Rhodomélacées (ROSENVINGE, 1888; FALKENBERG, 1901; JUNGERS, 1933) des Délessériacées (JUNGERS, 1933), une Gigartinale (CHADEFAUD, 1948). Ce phénomène qui se rencontre donc dans des thalles plus ou moins complexes, existe également dans les thalles filamenteux simples de Céramiacées (FELDMANN et FELDMANN, 1949; L'HARDY-HALOS, 1969, 1971); il n'est pas connu chez les Némalionales. De plus, chez les Rhodophycées parasites (revue dans FELDMANN et FELDMANN, 1958) des anastomoses s'effectuent entre des cellules du parasite et de l'hôte, aussi bien dans le cas des adelphoparasites (parasites appartenant à la même famille que celle de leurs hôtes) que des alloparasites (parasites appartenant à une famille différente de celle de leurs hôtes). Des précisions sur la formation et la structure des cellules de jonction ont été apportées par une seule étude en microscopie électronique, sur une Cryptonémiale, Choréocolacée, parasite de *Rhodomela confervoides* (Rhodomélacée, Céramiale) *Harveyella mirabilis*, chez laquelle, les anastomoses cellulaires peuvent s'effectuer soit entre deux cellules du parasite, soit entre une cellule du parasite et une cellule de l'hôte (PEYRIERE, 1977).

Des anastomoses directes, sans formation de cellule de jonction et avec synapse secondaire, ont été signalées chez les Cryptonémiales, en microscopie photonique (CABIOCH, 1971; CODOMIER, 1972) et en microscopie électronique, chez des Corallinacées (GIRAUD et CABIOCH, 1977; BOROWIZKA et VESK, 1979) chez des Choréocolacées, *Choreocolax polysiphoniae*, parasite de *Polysiphonia lanosa* (KUGRENS et WEST, 1973), *Harveyella mirabilis*,

Source : MNHN, Paris

parasite d'*Odonthalia floccosa*, Rhodomelacée (GOFF, 1976).

Il existe donc des différences étonnantes entre deux algues parasites identifiées comme *Harveyella mirabilis* mais portées l'une par *Rhodomela* et l'autre par *Odonthalia*. Ces observations sur *Harveyella* et d'autre part sur *Choreocolax* nous ont conduite à comparer ici *Harveyella mirabilis* parasite d'une Céramiale, *Rhodomela confervoides* à une autre Choréocolacée *Holmsella pachyderma*, parasite de *Gracilaria verrucosa*, Gigartinale.

Nous examinerons successivement les synapses primaires dans les hôtes, les synapses secondaires entre les cellules d'un même thalle d'un des hôtes, les synapses primaires dans les parasites, les synapses secondaires entre les cellules d'un même thalle des parasites et les synapses secondaires entre cellules des parasites et des hôtes.

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Les algues *Harveyella mirabilis* (Reinsch) Schmitz et Reinke et *Holmsella pachyderma* (Reinsch) Sturch ont été récoltées à Roscoff en février et mai. Elles ont été fixées, au moment de la récolte, au glutaraldéhyde à 3 ou 4% dans le tampon phosphate de Sorensen , à pH 7,2 pendant 12 heures à 4°C et post-fixées, après rinçage, dans le tétroxyde d'osmium à 1% ou dans le permanganate de potassium à 1%. Les échantillons inclus dans l'épon ont été coupés à l'aide d'un microtome Servall Porter Blum. Les coupes ultra-fines contrastées à l'acétate d'uranyle et au citrate de plomb ont été examinées au microscope électronique Hitachi HU 12 A.

Le test de Thiéry (acide périodique, thiosemicarbazide, proteinate d'argent) a été fréquemment pratiqué.

RÉSULTATS

Généralités :

Holmsella pachyderma et *Harveyella mirabilis* se présentent sur leurs hôtes respectifs comme des pustules blanchâtres de 2 à 3 mm. Ce sont des parasites vrais, à plastes rudimentaires dépourvus de thylacoïdes (PEYRIERE, 1976). Chez *Holmsella* ce plastidome est d'importance variable suivant les thalles; il peut être très étendu comme le montre la figure 12 ou faire défaut (EVANS, et al., 1973). Les pustules sont composées de files de cellules (végétatives ou reproductrices) appartenant au parasite et englobant des cellules de l'hôte. Ces files de cellules pénètrent dans le rameau de l'hôte par la lamelle moyenne (STURCH, 1924). Les synapses secondaires hôte - parasite sont localisées à la base de la pustule et sont très nombreuses dans les tétrasporophytes.

Source : MNHN, Paris

Les synapses primaires dans les hôtes *Rhodomela* et *Gracilaria* :

Les synapses primaires entre cellules corticales de *Rhodomela* comportent une sorte de «bouchon» de type homogéne, granuleux, que nous avons décrit chez une autre Rhodomelacée *Rytiphlaea tinctoria* (PEYRIERE, 1972, 1977 b). Cet aspect semble constant quel que soit le stade de développement des cellules, alors que chez d'autres Floridées telle que la Céramiale *Griffithsia flosculosa* les «bouchons» se différencient progressivement en formant une strate interne d'apparence souvent plus claire que les strates externes l'encadrant, strates correspondant aux disques sidérophiles vus en microscopie photonique (PEYRIERE, 1972, 1977 b). Ce corps synaptique, bordé d'un liseré dense est limité sur les faces cytoplasmiques par une membrane en continuité avec le plasmalemme. Une membrane sépare le corps synaptique de la paroi (Pl. I).

Entre les cellules de la pustule envahies par des filaments d'*Harveyella*, cellules dont les constituants dégénérent, les synapses se désagrègent (Pl. I, fig. 3).

Les synapses primaires de *Gracilaria verrucosa* ont une structure très caractéristique que l'on retrouve également chez *Gracilaria foliifera* (PEYRIERE, 1978).

Le corps synaptique des synapses différenciées, bordé d'un liseré dense comporte trois strates comme chez *Griffithsia*, mais les strates externes ont un aspect cristallin dû á l'existence de fins trabécules perpendiculaires à la paroi (Pl. V, fig. 9). La strate interne réticulée apparaît tantôt plus claire, tantôt plus sombre que les strates externes.

Le début de formation d'une synapse primaire (Pl. VIII, fig. 14) est caractérisé par une accumulation de matériel dense aux électrons associé á des figures myéliniques. Au niveau de l'étranglement qui s'amorce, on constate la présence de nombreux tubules issus du plasmalemme. Ces images rappellent celles que nous avons montrées chez *Griffithsia* (PEYRIERE, 1977 b). Ce matériel pourrait être contenu dans le réticulum endoplasmique mais il est difficile de l'affirmer par suite de l'abondance membranaire á cet endroit.

Les synapses secondaires chez *Gracilaria* :

Chez cette algue, nous avons pu voir différents aspects interprétés comme des anastomoses ouvertes et une synapse secondaire. Sur la planche IX fig. 15, deux filets cytoplasmiques voisins traversent la paroi séparant deux cellules; ils sont peut-être l'ébauche d'une communication qui s'élargira entre les cellules, et sera comblée par un «bouchon» comme celui que nous voyons pl. IX, fig. 16.

Nous interprétons, en effet, sur cette derniére figure la synapse latérale comme une synapse secondaire. La synapse centrale est considérée comme primaire. Toutes les deux ont la structure précédemment décrite. On remarque de nombreuses évaginations de la membrane plasmique á l'une des extrémités du pont cytoplasmique occupé par la synapse secondaire; elles confirment que cette synapse est plus récente que la synapse centrale.

Les synapses primaires dans les parasites *Harveyella* et *Holmsella* :

Les synapses primaires d'*Harveyella* (Pl. II, fig. 4; pl. IV, fig. 8) comme ceux d'*Holmsella* ont un corps synaptique de type homogène. Chez *Harveyella*, la

Source : MNHN, Paris

membrane limitante est reliée au corps synaptique («bouchon») par des travées denses aux électrons.

Les synapses secondaires entre cellules d'*Harveyella* et entre cellules d'*Harveyella* et de *Rhodomela* :

Harveyella forme de minuscules cellules de jonction, très reconnaissables en microscopie électronique, lorsque le phénomène de la fusion a été observé totalement. Notre schéma indique les principales étapes de cette fusion. En haut à gauche, nous voyons une petite cellule de jonction formant une enclave

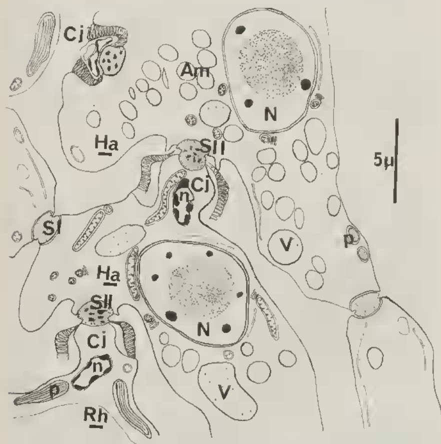


Schéma exécuté d'après les micrographies de coupes sériées d'*Harveyella*. Synapses primaires entre cellules d'*Harveyella* et synapses secondaires successivement entre deux cellules d'*Harveyella* et une cellule d'*Harveyella* et une de *Rhodomela*. Cellule de jonction (Cj) avec son petit noyau (n).

Source : MNHN, Paris

hémisphérique dans la cellule qui l'a engendrée. Au centre, une cellule de jonction a fusionné avec la cellule sous-jacente. Elle forme encore une protubérance nette à la surface de cette cellule. Sa paroi primaire est très apparente. Son noyau (n) est encore logé dans la protubérance. Au bas du schéma, cette même cellule d'*Harveyella* est reliée à une cellule de *Rhodomela*, reconnaissable à ses plastes bien développés avec plusieurs thylacoïdes. Les synapses secondaires ont un corps synaptique différent de celui des synapses primaires représentées à droite et à gauche du schéma.

Les micrographies donnent des détails de cette organisation.

La cellule de jonction est caractérisée par un noyau de même apparence dans les cellules jeunes et dans les cellules de fusion d'*Harveyella* (Pl. III, fig. 6) ou de *Rhodomela* (Pl. IV, fig. 7). Ce noyau est de petite taille (1 x 3μm max.); il n'y a pas de nucléole; la chromatine est plaquée contre l'enveloppe nucléaire dépourvue de pores. La paroi primaire est caractérisée par des faisceaux de fibrilles disposées perpendiculairement au plasmalemme; elles sont fortement contrastées après traitement des coupes au citrate de plomb, et après le test de Thiéry. Le «bouchon» des synapses secondaires (Pl. II, fig. 5; pl. III, fig. 6) diffère de celui des synapses primaires par la présence de taches denses aux électrons; il n'est pas séparé du cytoplasme par une membrane lorsque la synapse est très récente; une membrane s'observe dans des synapses un peu plus âgées (Pl. II, fig. 5).

Les synapses secondaires entre *Holmsella* et *Gracilaria* :

Holmsella et *Gracilaria* sont reliées par des synapses secondaires. Nous n'avons pas vu les étapes de la jonction; cependant il est indiscutable que celle-ci s'effectue par l'intermédiaire d'une minuscule cellule de jonction, découpée dans la cellule mère *Holmsella*. On reconnaît, en effet, Pl. VI, fig. 11, la paroi primaire très caractéristique encadrant une protubérance à la surface d'une cellule de *Gracilaria*. Lorsque la protubérance est estompée, Pl. VII, fig. 13, on reconnaît encore la paroi primaire étalée dans la paroi séparant la cellule d'*Holmsella* de celle de *Gracilaria*. La cellule de jonction est parfois englobée par un manchon de substance très dense aux électrons qui s'ouvre au niveau de la jonction (pl. VI, fig. 11, flèches).

Deux cellules de jonction peuvent s'accoler; leur contenu commun nous est toujouts apparu vacuolaire, sans trace de noyau. Nous n'avons pas vu dans les cellules réceptrices de *Gracilaria* un noyau susceptible d'être celui de la cellule de jonction.

La synapse secondaire est très complexe: du côté *Holmsella* on reconnaît le «bouchon» (que nous avons appelé aussi corps synaptique) de structure homogène bordé d'un liseré dense ressemblant à celui des synapses primaires de cette algue; à cette zone succède une région d'aspect cristallin bordée d'un liseré dense et séparée de la cellule de *Gracilaria* par une membrane (Pl. VI, fig. 10; pl. VI, fig. 11, pl. VII, fig. 13); on peut comparer cette zone à celle des strates externes du «bouchon» de *Gracilaria* (Pl. V, fig. 9).

Source MNHN, Paris

DISCUSSION ET CONCLUSION

Les synapses primaires de *G. verrucosa* ont une structure orientée dans un sens privilégié qui suggère un passage de métabolites d'une cellule à l'autre, ce qui reste à démontrer expérimentalement. Cette structure est celle des synapses d'un autre *Gracilaria*, *G. foliifera* et pourrait donc être une caractéristique de ce genre (PEYRIERE, 1978), mais elle ne lui est pas spécifique car on la retrouve chez un *Pterocladia* (Gelidiale) (TRIPODI, 1971). Cette structure est à distinguer de celles des synapses jeunes qui contiennent des filets denses.

Gracilaria établit des anastomoses directes qui peuvent être, comme nous l'illustrons ici, entre cellules directement issues l'une de l'autre et non pas entre files cellulaires adjacentes comme on le décrit généralement. Ces anastomoses se situent dans la zone d'infestation de *Holmsella* et leur présence plus importante peut être reliée à une perturbation due au parasite. Cette hypothèse est basée sur l'observation suivante qui rejoint celle de l'HARDY HALOS (1969): des Céramiales, du genre *Sphondylothamnion* conservées au laboratoire dans de mauvaises conditions sont bourrées d'amidon et présentent fréquemment ce genre de phénomène.

Les synapses secondaires d'*Harveyella* parasite de *Rhodomela* diffèrent des synapses primaires par la présence d'inclusions denses amorphes que l'on trouve également dans ceux de *Choreocolax* (KUGRENS et WEST, 1973) mais non dans ceux d'*Harveyella* parasite d'*Odonthalia*.

Nous les avons observés également dans les synapses unissant les jeunes carpospores de *Griffithsia* (PEYRIERE, 1972), de *Levringiella* (KUGRENS et WEST, 1973). Nous les interprétons comme accompagnant un état juvénile mais nous n'apportons pas de preuves irréfutables. Nous pouvons indiquer seulement que le bouchon juvénile est constitué de matière ayant cette apparence (PEYRIERE, 1977).

Les synapses secondaires d'*Holmsella-Gracilaria* sont complexes et d'origine mixte; d'abord élaborées par le parasite, elles sont ensuite complétées par l'hôte après la fusion. Ceci est nettement démontré par la stratification de ces synapses secondaires où l'on distingue du côté *Holmsella*, une synapse complète du même type que les synapses primaires de cette algue et du côté *Gracilaria*, une bande à aspect cristallin, du type synapse primaire de cette algue.

Comment peut-on expliquer cette activité de *Gracilaria* au niveau du pore septal, que *Rhodomela* ne semble pas manifester? On pourrait supposer que *Gracilaria* plus proche systématiquement d'*Holmsella* que ne l'est *Harveyella* de *Rhodomela* a un métabolisme moins perturbé que cette dernière par son parasite et dépose donc normalement son propre matériel synaptique.

Le plus extraordinaire est pour *Harveyella* la présence du petit noyau de la cellule de jonction dans les cellules réceptrices (*Harveyella* ou *Rhodomela*) et que nous n'avons pas rencontré ou su identifier chez *Gracilaria*. Existe-t-il ou a-t-il été éliminé, comme peut le suggérer un chapelet de vésicules à contenu

Source MNHN, Paris

indistinct dans la cellule de jonction? Contrairement à notre hypothèse précédente, n'est-ce-pas l'absence de corps étranger qui fait que *Gracilaria* se comporte en cellule normale? Quel est donc le rôle de ce petit noyau d'*Harveyella* qui garde le même aspect dans une cellule du parasite que dans une cellule de l'hôte et a-t-il vraiment un rôle en dépit de l'absence de nucléole et de son enveloppe dépourvue de pores?

Ainsi, deux Choréocolacées, *Harveyella* parasite de *Rhodomela* et *Holmsella* parasite de *Gracilaria* récoltées à Roscoff, fusionnent avec les cellules voisines par l'intermédiaire de minuscules cellules, que nous avons appelées cellules de jonction, et qui sont reconnaissables à leur paroi primaire.

Ces résultats diffèrent de ceux de GOFF (1976) sur *Harveyella*, de ceux de KUGRENS et WEST (1973) sur *Choreocolax*. Pour ces auteurs qui n'ont pas observé les différentes phases de la fusion, les synapses secondaires sont liées à une anastomose directe initiée par l'hôte. Effectivement, aucun petit noyau, aucune paroi primaire caractéristique de la cellule de jonction, n'apparaissent sur leurs micrographies. Toutefois (p. 317, fig. 4; p. 318, fig. 5, GOFF, 1976) la synapse secondaire hôte-parasite est localisée au fond d'une cavité de la cellule d'*Harveyella*; la portion de cellule reliée à *Gracilaria* qui occupe cette cavité pourrait bien être la cellule de jonction plutôt qu'une protubérance de *Gracilaria*. On peut objecter que le noyau de la cellule de jonction n'a pas été observé. Nous ne l'avons pas vu nous-même dans le cas d'*Holmsella*. En ce qui concerne la paroi primaire, elle peut passer inaperçue si les parois ne sont pas très contrastées ce qui semble le cas dans les préparations de GOFF, de KUGRENS et de WEST. Si de nouvelles recherches confirment l'anastomose directe, on est en droit de se demander si, au moins les deux *Harveyella* déterminées comme *H. mirabilis* sont identiques ou si ce sont les hôtes différents, ou encore les conditions de milieu différents qui engendrent des phénomènes de fusion différents.

En conclusion, cette étude qui nous montre des aspects cytologiques nouveaux concernant les relations entre hôte et parasite, pose aussi des problèmes multiples qui pourraient être certainement résolus partiellement par des travaux cytologiques plus approfondis sur les algues parasites mais aussi sur l'ensemble des algues rouges. Il faut en effet, souligner que ces algues, malgré un nombre accru de publications ces dernières années, ont été encore peu étudiées par les techniques de microscopie électronique.

BIBLIOGRAPHIE

BOROWITZKA M.A. et VESK M., 1979 — Ultrastructure of the Corallinaceae (Rhodophyta). Vegetative cells of *Lithothrix aspergillum*. *J. Phycol*, 15: 146-153.

CABIOCH J., 1971 Étude sur les Corallinacées. Caractères généraux de la cytologie. *Cah. Biol. mar.* 12: 121 186.

CHADEFAUD M., 1948 — Anastomoses interfilamenteuses de la Floridée incrustante *Petrocelis cruenta* J. G. Agardh. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 95: 365-367.

Source MNHN, Paris

CODOMIER, L., 1972 — Sur le développement des spores et sur l'origine des cellules étoilées médullaires des *Kallymenia* (Rhodophycées Cryptonémiales). *C. R. Acad. Sc. Paris* 274 D: 369-371.

EVANS, L.V., CALLOW, J.A. et CALLOW, M.E., 1973 — Structural and physiological studies on the parasitic red alga *Holmsella New Phytol.* 72: 393-402.

FALKENBERG, P., 1901 — Die Rhodomelaceen des Golfes von Neapel und der Augzenzellen Meeresabschnitte. Fauna und Flora des Golfes von Neapel 26: 1-754.

FELDMANN, J. et FELDMANN, G., 1949 — Sur l'existence de synapses secondaires chez une Céramiacée. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord* 39: 125-128.

FELDMANN, J. et FELDMANN, G., 1958 — Recherches sur quelques Floridées parasites. *Rev. Gén. Bot.* 65: 49-124.

FELDMANN, J., FELDMANN,G. et GUGLIELMI, G.,1977 — Ultrastructure des synapses des Rhodophycées. *Rev. Algol.* 12: 11-30.

GIRAUD, G. et CABIOCH, J., 1977 — Caractères généraux de l'ultrastructure des Corallinacées. *Rev. Algol.* 12: 45-60.

GOFF, L., 1976 — The biology of *Harveyella mirabilis* (Cryptonemiales, Rhodophyceae). Host responses to parasite infection. *J. Phycol.* 12: 313-328.

GOFF, L., 1979 — The biology of *Harveyella mirabilis* (Cryptonemiales, Rhodophyceae). VII. Structure and proposed function of host- penetrating cells. *J. Phycol.* 15: 87-100.

JUNGERS, V., 1933 — Recherches sur les plasmodesmes chez les végétaux. II. Les synapses des algues rouges. *La Cellule* 42: 7-28.

KUGRENS, P. et WEST, J.A., 1973 — The ultrastructure of an alloparasitic red alga *Choreocolax polysiphoniae*. *Phycologia* 12: 175-186.

KUGRENS, P. et WEST, J.A., 1973 — The ultrastructure of carpospore differentiation in the parasitic red alga *Levringiella gardneri* (Setch.) Kylin. *Phycologia* 12: 163-173.

L'HARDY-HALOS, M.-Th., 1969 — La formation des anastomoses chez *Pleonosporium borreri* (Smith) Naegeli ex Hauck et *Bornetia secundiflora* (J. Ag.) Thuret (Rhodophyceae - Ceramiaceae). *C. R. Acad. Sc. Paris* 268: 176-278.

L'HARDY-HALOS, M.Th., 1971 — Recherches sur les Céramiacées (Rhodophycées, Céramiales) et sur quelques aspects de leur morphogenèse. *Bull. Soc. Sc. Bretagne* 46: 100-112.

MANGENOT, G., 1924 — Sur les communications protoplasmiques dans l'appareil sporogène de quelques Floridées. *Rev. Algol.* 1: 376-421.

PEYRIERE, M., 1972 — Étude cytologique de la Céramiacée *Griffithsia flosculosa* et de quelques autres Floridées. Thèse de Doctorat d'État, Paris XI, Orsay.

PEYRIERE, M., 1976 — Étude infrastructurale du plastidome de deux Rhodophycées parasites *Harveyella mirabilis* (Reinsch) Schmitz et Reinke et *Holmsella pachyderma* (Reinsch) Sturch. *C. R. Acad. Sc. Paris* 283: 1169-1172.

PEYRIERE, M., 1977 a — Ultrastructure d'*Harveyella mirabilis* (Cryptonémiale, Rhodophycée) parasite de *Rhodomela confervoides* (Céramiale, Rhodophycée). Origine des synapses secondaires entre cellules de l'hôte et du parasite entre cellules du parasite. *C. R. Acad. Sc. Paris* 285: 965.

PEYRIERE, M., 1977 b — Infrastructure des synapses du *Griffithsia flosculosa* (Ellis) Batters et de quelques autres Rhodophycées Floridées. *Rev. Algol.* 12: 31-43.

PEYRIERE, M., 1978 — Organisation structurale particulière des synapses du *Gracilaria verrucosa* (Hudson) Papenfuss et du *G. foliifera* (Forskall) Boergessen (Rhodophycées). Colloque de Microscopie électronique. Dijon. *Biologie Cellulaire* 32: 11 a.

ROSENVINGE L.K., 1888 — Sur la formation des pores secondaires chez les *Polysiphonia*. *Bot. TidsKrift* 17 Bd : 10-19.

Source MNHN, Paris

STURCH, H.H., 1924 — On the life history of *Harveyella pachyderma* and *H. mirabilis* *Ann. Bot.* 38: 27-42.

THIÉRY, J.P., 1967 — Mise en évidence des polysaccharides sur coupes fines en microscopie électronique. *J. Microsc.* 6: 967-1017.

TRIPODI, G., 1971 — Some observations on the ultrastructure of the red alga *Pterocladia capillacea* (Gmel.) Born. et Thur. *J. submicr. cytol.* 3: 63-70.

Reçu le 10/6/1980, accepté le 27/4/1981

EXPLICATION DES FIGURES

Abréviations utilisées :

P, plaste; Am, amidon floridéen; N, noyau; NCj, noyau de la cellule de jonction; Nu, nucléole; Pa, paroi; SI, synapse primaire; SII, synapse secondaire; Cj, cellule de jonction; Ha, *Harveyella*; Ho, *Holmsella*; Rh, *Rhodomela*; Gr, *Gracilaria*.

Planche I

Rhodomela. Synapses primaires. Fig. 1: Synapse de grande taille entre des cellules axiales. G x 1250. Fig. 2: Synapse entre deux cellules corticales G x 50000. Fig 3: Altération d'une synapse située entre deux cellules où ont pénétré des filaments d'*Harveyella*. G x 1300.

Planche II

Fig. 4: *Harveyella mirabilis*. Synapse primaire. Corps synaptique limité par un liseré dense. Membrane rattachée au liseré par des travées (flèche). G x 70000. Fig. 5: *Harveyella mirabilis*. Synapse secondaire. Membrane sur les faces cytoplasmiques. Inclusions denses dans le corps synaptique. G x 35000.

Planche III

Fig. 6: *Harveyella*. Anastomose entre deux cellules. Synapse secondaire sans membrane sur les faces cytoplasmiques. Cellule de jonction avec le petit noyau. Paroi primaire de la cellule de jonction avec le petit noyau. Paroi primaire de la cellule de jonction (flèches). G x 18000.

Planche IV

Fig. 7: Cellule de *Rhodomela* anastomosée avec une cellule d'*Harveyella*. Noyau de *Rhodomela* et de la cellule de jonction d'*Harveyella* côte à côte. G x 9000. Fig. 8: *Harveyella*. Synapse primaire homogène et synapse secondaire avec inclusions denses. Paroi primaire de la cellule de jonction (flèche). G x 65000.

Planche V

Fig. 9: *Gracilaria*. Synapse primaire. Strates externes formées de fins trabécules orientés perpendiculairement à la paroi. G x 50000. Fig. 10: Synapse secondaire entre une cellule

Source MNHN, Paris

d'*Holmsella* et une cellule de *Gracilaria*. Dualité morphologique. Bande striée analogue aux strates externes de la synapse primaire de *Gracilaria* (Fig. 9). G x 50000.

Planche VI

Fig. 11: Cellule d'*Holmsella* anastomosée avec une cellule de *Gracilaria*. Dualité de la structure de la synapse secondaire. Paroi caractéristique de la cellule de jonction. Manchon d'apparence lipidique (flèche). G x 25000.

Planche VII

Fig. 12: *Holmsella*. Cellule d'une jeune pustule. Plastidome dépourvu de thylacoides. Plages claires correspondant aux nucléoïdes. Fixation glutaraldéhyde, permanganate de potassium. G x 15000. Fig. 13: Anastomose *Holmsella Gracilaria*. Synapse secondaire comprenant deux régions. Stade ultérieur à celui de la fig. 11. La paroi primaire n'est plus appliquée contre la cellule de jonction par suite de l'épaississement des cellules adjacentes mais elle reste bien visible dans la paroi (flèches). G x 20000.

Planche VIII

Fig. 14: *Gracilaria*. Début de formation de synapses. G x 25000.

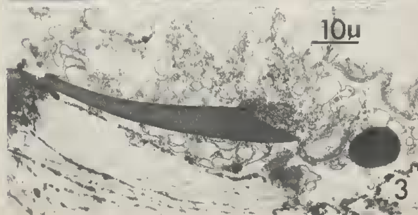
Planche IX

Fig. 15: *Gracilaria*. Deux filets cytoplasmiques traversant la paroi intercellulaire (flèche). G x 12000. Fig. 16: *Gracilaria*. Synapse primaire et secondaire latérale. Remarquer les nombreuses évaginations de la membrane plasmique au voisinage de la synapse secondaire. G x 12000.

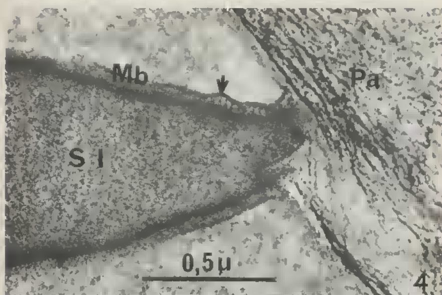
Source : MNHN, Paris

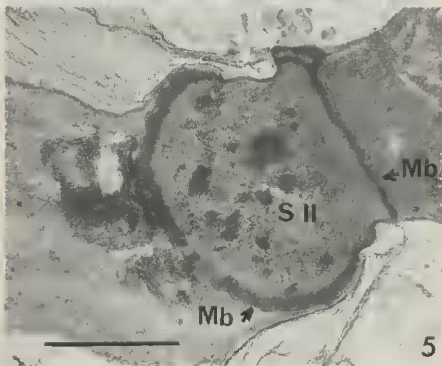






Source MNHN, Paris

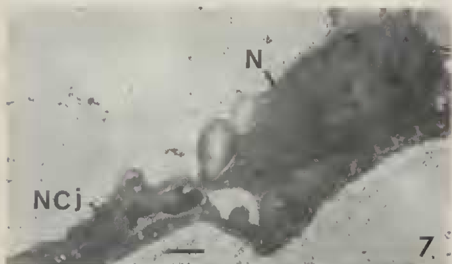


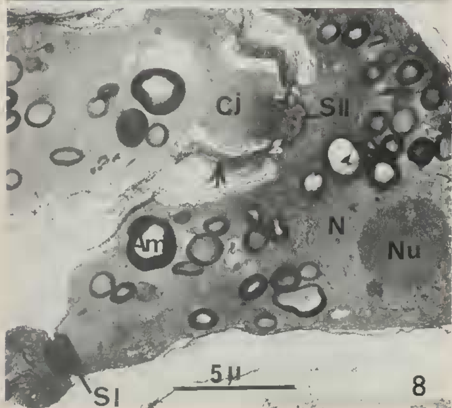


Source MNHN, Paris

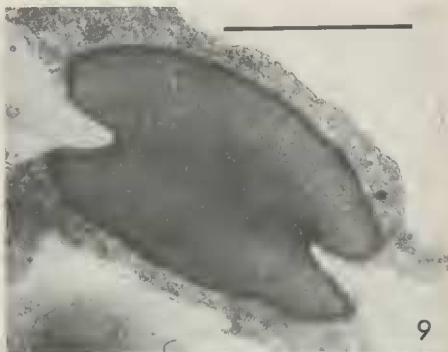


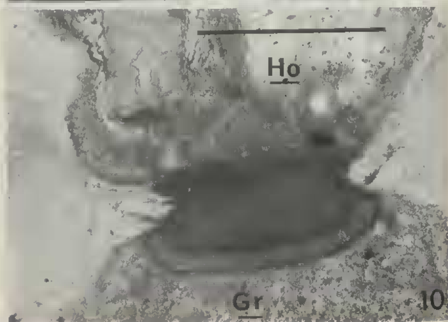
Source MNHN, Paris



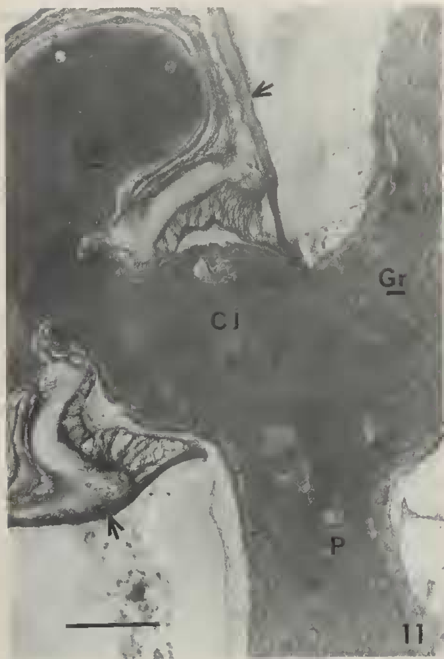


Source : MNHN, Paris

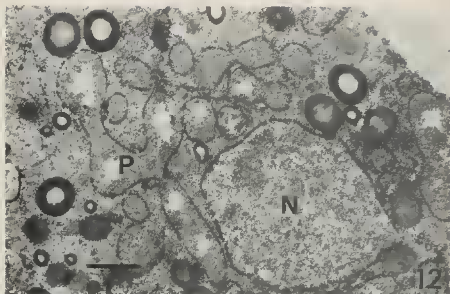


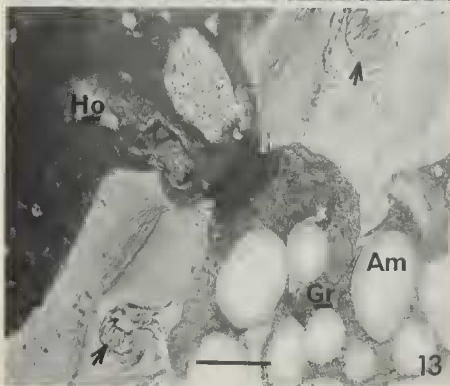


Source MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

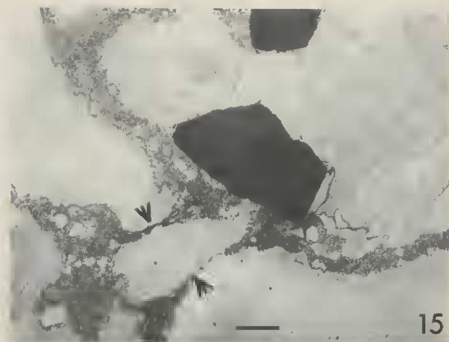


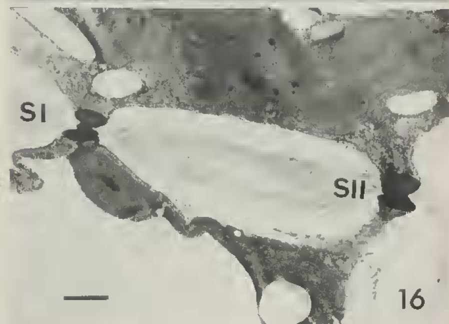


Source MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris





Source MNHN, Paris